

Efecto del estrés salino en el régimen hídrico, concentración de compuestos osmóticamente activos y pigmentos fotosintéticos en cultivares de tomate

April 26, 2023

Avila, C.¹; Argente-Martínez, L.²; Campos-Posada, R.³; Campos-Posada, G.⁴; Eichler-Löbermann, B.⁵; Lopez, R.¹

RESUMEN

El presente trabajo tiene como objetivo identificar indicadores fisiológicos y bioquímicos para caracterizar genotipos de tomate tolerantes al estrés salino. Se estudiaron cuatro variedades (Amalia, Vyta, Campbell-28 y Claudia) en condiciones semicontroladas, un medio salinizado a base de NaCl a conductividad eléctrica (CE) de 6 dS m^{-1} con su respectivo control a $CE=0.36 \text{ dS m}^{-1}$. Se evaluaron indicadores: contenido de prolina, glicina betaína, proteínas solubles totales, clorofila a y carotenoides, potencial hídrico en hojas y raíces, potencial osmótico foliar y ajuste osmótico (AO). Se realizó un análisis de componentes principales (ACP) para determinar los indicadores que más contribuyen a la tolerancia a la salinidad. Existió variabilidad de respuesta en los indicadores evaluados entre el medio salino y el medio control. La prolina se incrementó entre 3 y 9 $\text{mg g}^{-1} \text{ ms}$ en raíces y entre 8 y 23 $\text{mg g}^{-1} \text{ mf}$ en hojas, demostrando la capacidad de osmorregular en función de solutos orgánicos. Las variedades Amalia y Vyta presentaron los mayores incrementos de glicina betaína (18 $\text{mg g}^{-1} \text{ ms}$). Todas las variedades redujeron su potencial hídrico en condiciones de salinidad a valores menores de -0.9 MPa , en consecuencia existió un AO significativo entre las variedades, siendo Vyta y Amalia las de mayor AO. Partiendo del ACP se encontró que las variables potencial hídrico radicular y foliar, potencial osmótico, ajuste osmótico y el contenido de prolina fueron las de mayor contribución a la variabilidad total encontrada entre variedades. Vyta y Amalia resultaron las tolerantes mientras que Claudia y Campbell-28 clasificaron como susceptibles.

Palabras claves: salinidad, prolina, ajuste osmótico, tolerancia, Vyta.

ABSTRACT

This work aimed to identify ecophysiological and biochemical indicators to characterize tomato genotypes tolerant to salt stress. Four varieties (Amalia, Vyta, Campbell-28 and Claudia) were studied under semi-controlled conditions, a salinized medium based on NaCl at electrical conductivity (EC) of 6 dS m^{-1} with their respective control at $EC=0.36 \text{ dS m}^{-1}$. Proline content, glycine betaine, total soluble proteins, chlorophyll and carotenoids, water potential in leaves and roots, leaf osmotic potential and osmotic adjustment (AO) were the evaluated variables. A principal component analy-

¹Universidad de Granma, Facultad de Ciencias Agrícolas, Carretera Manzanillo, km 17, Bayamo 85100, Granma, Cuba. Correos electrónicos: cavilaa@udg.co.cu, egomezp@udg.co.cu; rlopezs@udg.co.cu

²Tecnológico Nacional de México, Campus Valle del Yaqui, Bácum, Sonora, (CP 85265). Correo electrónico: oleinismora@gmail.com

³Instituto Politécnico Nacional (IPN). Unidad Profesional Interdisciplinaria de Ingeniería de Coahuila (UPIIC). Gustavo Díaz Ordaz 1011, (C.P. 25500), San Buenaventura, Coahuila, México. Correo electrónico: rcamposp@ipn.mx

⁴Universidad Autónoma de Coahuila, Barranquilla sin número, Colonia Guadalupe, Monclova, Coahuila, (C.P. 25730), México. Correo electrónico: gloriacampos@uadec.edu.mx

⁵University of Rostock, Faculty of Agricultural and Environmental Science, Justus-von Liebig-Weg 6 18059 Rostock, Germany. Correo electrónico: bettina.eichler@uni-rostock.de

Doi 10.58149/a09g-wv36

sis (PCA) was carried out to determine the indicators that most contribute to salinity tolerance variability. There was a significant variability response in the evaluated indicators between the saline medium and the control medium. Proline increased between 3 and 9 mg g⁻¹ mf in roots and between 8 and 23 mg g⁻¹ mf in leaves, demonstrating the ability to osmoregulation in function of organic solutes. The Amalia and Vyta varieties presented the highest increases in glycine betaine (18 mg g⁻¹ ms). All the varieties reduced their water potential under salinity conditions to values lower than -0.9 MPa, consequently there was a significant OA among the varieties, with Vita and Amalia being the ones with the highest OA. Starting from the PCA analysis, it was found that the variables root and leaf water potential, osmotic potential, osmotic adjustment and proline content were the ones with the greatest contribution to the total variability found among varieties. Vyta and Amalia were tolerant varieties while Claudia and Campbell-28 classified as susceptible.

Keywords: salinity, ecophysiology, biochemical, tomato, tolerance, Vyta.

INTRODUCCIÓN

La salinidad es un importante estrés abiótico que reduce la productividad de los cultivos, con mayores afectaciones en las regiones áridas y semiáridas del mundo (Foolad, 2007). Aproximadamente el 43% de la superficie terrestre utilizada para el cultivo en el mundo se encuentra afectada por niveles de salinidad que, en su mayoría, superan la tolerancia a la salinidad de las especies tradicionales (Carbajal-Vázquez et al., 2022).

Los estudios de tolerancia a la salinidad pueden ofrecer resultados que permitan convertir zonas marginales en ecosistemas productivos (Foolad, 2007; Karan y Subudhi, 2012). En consecuencia, el conocimiento de los mecanismos de tolerancia a la salinidad en las plantas es necesario para aumentar la productividad y rentabilidad de los cultivos regados con aguas residuales salinas (Singh et al., 2012).

La salinidad provoca efectos perjudiciales en los mecanismos fisiológicos y bioquímicos en las plantas al inhibir el crecimiento y desarrollo, reducir la fotosíntesis, la respiración y la síntesis de proteínas, (Zhang y Blumwal, 2001; Sairam y Tyagi, 2004), el desarrollo y rendimiento de las plantas, el potencial osmótico del agua del suelo. La consecuencia directa de este es la disminución de la disponibilidad de agua para las raíces por una reducción de la energía libre del agua en el suelo debido a la presencia de sales solubles (Peña y Hughes, 2007).

La mayoría de los cultivares comerciales de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) son sensibles a niveles moderados de salinidad de hasta 2.5 dS m⁻¹ sin reducción significativa del rendimiento (Hernández-Herrera et al., 2022). La corrección de la salinidad en el campo y en invernaderos es más costosa y temporal, mientras que la selección de genotipos tolerantes a la salinidad puede ser una solución para minimizar sus efectos así como mejorar eficiencia de producción (Singh et al., 2012).

Existe un interés creciente en el estudio de la respuesta de nuevos cultivares al estrés salino para evaluar su grado de tolerancia a la salinidad y seleccionar los más resistentes (Bacha et al., 2017). Por ejemplo, se seleccionaron diferentes parámetros para distinguir materiales de tomate tolerantes a la salinidad, tal como como la altura de la planta, el número de hojas, el contenido de clorofila, la fluorescencia de la clorofila, los días a floración, fructificación y maduración y los componentes del rendimiento (Ezin et al., 2010); las relaciones hídricas foliares, el intercambio gaseoso, la densidad estomática y el contenido de Na⁺ (Romero-Aranda et al., 2001); el consumo de agua y la eficiencia en el uso del agua (Reina-Sánchez et al., 2005).

Esta hortaliza es una de las de mayor producción nacional, constituye un renglón de exportación y puede ser cultivada en todas las provincias del país. No obstante, sus rendimientos se ven afectados por factores bióticos y abióticos que causan una disminución considerable en las cosechas (Ávila-Amador et al., 2022).

Dada la importancia de este cultivo en Cuba y la significativa cantidad de suelos afectados por la salinidad, todo ello unido a la necesidad de contribuir a la seguridad alimentaria nacional, se impone la necesidad de probar variedades existentes en el banco de germoplasma de tomate para identificar características fisiológicas y bioquímicas que confieran tolerancia. El objetivo de esta investigación fue evaluar la respuesta de cuatro variedades en condiciones de salinidad por NaCl a una conductividad eléctrica de 6 dS m⁻¹ en función de las variables régimen hídrico, la concentración de osmolitos y pigmentos fotosintéticos en condiciones semicontroladas para proponer las variedades tolerantes para suelos salinos en el oriente de Cuba.

MATERIALES Y MÉTODOS

El experimento fue establecido en invernadero en la Universidad de Antwerp, Bélgica, utilizando sustrato comercial a base de tundra, con un pH de 5.8, CE de 1.5 ± 0.2, MO 22% (M/M) con un contenido de nutrientes en mg L⁻¹ que alcanzaba hasta 240 de N, 170 de P₂O₅, 300 de K₂O, 250 de CaO y 100 de MgO.

Se utilizaron macetas de 2 kg y se trasplantaron dos plántulas por maceta. Para el riego se utilizó solución nutritiva supliendo las necesidades hídricas del cultivo en cada etapa (MINAGRI, 2003). Los valores promedios de temperatura y humedad relativa fueron de 21 °C y 75% respectivamente, las mediciones fueron realizadas cada 12 horas.

Las semillas de cuatro variedades de tomate (Amalia, Vyta, Campbell-28 y Claudia) fueron puestas a germinar en las macetas (siembra directa). Inicialmente, se aplicó la solución nutritiva Hoagland's (Hoagland y Arnon, 1950). En el momento de la aparición de la quinta hoja en las plántulas de tomate se aplicaron los siguientes niveles de salinidad:

- T1: Tratamiento salino: solución nutritiva (Hoagland y Arnon, 1950) y salinizada con NaCl (600 mM) con una conductividad eléctrica (CE) de 6 dS m⁻¹.
- T2: Tratamiento control: solución nutritiva de composición y concentración conocida (Hoagland y Arnon 1950 con una CE de 0.36 dS m⁻¹.

A los 35 días después de la siembra (dds) se tomaron muestras de 10 plantas por tratamiento y se determinó el contenido

de prolina de acuerdo al método descrito por Bates *et al.* (1973). Una masa de 0.50 gramos de tejido foliar, replicada cuatro veces, fue congelada en nitrógeno líquido y homogenizado con ácido sulfosalicílico (3%). El residuo fue eliminado por centrifugación a 13.000 revoluciones por minuto, durante 10 min. Luego, 500.0 μ L del extracto se hicieron reaccionar con 500.0 μ L de ácido acético glacial y 500.0 μ L de ninhidrina a 100 °C por una hora. La reacción fue detenida en baño con hielo. El complejo cromóforo-prolina fue extraído con 1,0 mL de tolueno. La prolina fue cuantificada en un espectrofotómetro (Hewlett Packard 8452) a 520 nm, usando L-prolina para la curva de calibración.

El contenido foliar de glicina betaína (GB) se determinó siguiendo el método descrito por Grieve y Grattan, (1983). Para ello dos gramos de tejido foliar de las plantas de las cuatro variedades fue finamente molido y agitado mecánicamente con 20 ml de agua deionizada durante 24 horas a una temperatura de 25 °C.

Posteriormente las muestras se filtraron y el filtrado se diluyó a 1:1 con 2 N HSO. Las alícuotas se almacenaron a 4 °C durante 16 horas, posteriormente se centrifugaron a 10.000 revoluciones por minuto durante 15 minutos a una temperatura de 0 °C. El sobrenadante se separó suavemente con un capilar de cristal. Los cristales se disolvieron en 9 mL de 1,2-dicloroetano. Después de 2 horas de reposo, se midió la absorbancia a 365 nm, en un espectrofotómetro (Hewlett Packard 8452), utilizando glicina betaína ionizada (GBI) para la curva de calibración.

El contenido de proteínas solubles totales se determinó por el método descrito por Prakash y Prathapasenan (1988). Una muestra de 1.0 g de material fresco finamente cortado se depositó en un mortero y se maceró. La extracción se realizó con 40.0 mL de una solución buffer de fosfato a pH 6.86 preparado a partir de fosfato de potasio, solución que se adicionó lentamente mientras se efectuaba la extracción. El extracto se decantó en tubos de centrifugación de 50 mL y se centrifugó a 10.000 revoluciones por minuto durante un tiempo de 7 min. Finalmente, la solución sobrenadante separada se trasvasó a matraces volumétricos de 50 mL. Se agregó un volumen de 0.25 mL del reactivo Folin-Ciocalteu diluido (concentración ácida 1 M). El contenido de proteína solubles totales fue cuantificado mediante fotometría de absorción en un espectrofotómetro Hewlett Packard 8452, a una longitud de onda de 750 nm.

Se determinó la concentración de pigmentos (clorofila a y carotenoides), de acuerdo a la metodología de Lichtenthaler y Wellburn (1984). Se tomó una masa de un gramo de tejido foliar, formado por fragmentos de la parte media de la tercera y cuarta

hoja. Cada fragmento obtenido se cortó en pequeños pedazos y se maceraron con alcohol etílico (96 v/v), se filtró a través de un papel de filtro de poros finos y se completó hasta un volumen de 50 mL con alcohol. Posteriormente se leyó la absorbancia a 665, 649 y 470 nm para la clorofila a, b y los carotenoides respectivamente y se calculó la concentración de pigmentos en mg g ms^{-1} , además se calculó la relación clorofila a/ clorofila b.

Se realizó un muestreo de hojas terminales (quinta y sexta hojas) y raíces a las que se le midió *in situ* el potencial total de agua con la cámara de Schollander. Para conocer el potencial de solutos, la muestra en condición de peso túrgido fue congelada en N_2 líquido. Luego, se descongeló y se obtuvo una muestra de savia que fue colocada en la celda de un psicrómetro (Wescor HR33T) para medir su concentración de solutos. El potencial de solutos se calculó de acuerdo a: $\psi_s = -CRT$ donde: C es la concentración de solutos expresada como molaridad, R es la constante de los gases $0.00831 \text{ Kg MPa mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ y T es la temperatura absoluta.

Se utilizó un diseño experimental completamente aleatorizado, con seis repeticiones por tratamiento. Se determinó la media y su desviación típica para todos los indicadores evaluados en ambas condiciones (tratamiento salino y tratamiento control) y se establecieron las diferencias entre tratamientos mediante la prueba de t de Student, comparando cada variedad en el medio salino, con su respectivo control, para niveles de significación del 5% y el 1%. Con el propósito de determinar los indicadores que más contribuyen a evaluar la tolerancia a la salinidad se realizó un análisis de conglomerado jerárquico de ligamiento completo con base en una matriz de distancia euclidiana.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Potencial hídrico y osmótico

El potencial hídrico radicular y el foliar fueron diferentes entre el tratamiento control y el salino en las cuatro variedades estudiadas. Se observó una significativa disminución del indicador desde la raíz hasta las hojas. Tal comportamiento evidenció la existencia de un gradiente de potenciales en todas las variedades, para mantener la entrada de agua desde el medio en el cual se establecieron hasta todas las partes aéreas (figura 1). La disminución del potencial hídrico fue significativa en las variedades Amalia y Vyta.

Las variedades Claudia y Campbell-28 no disminuyeron su potencial hídrico en más de -0.05 bares (0.005 MPa) respecto

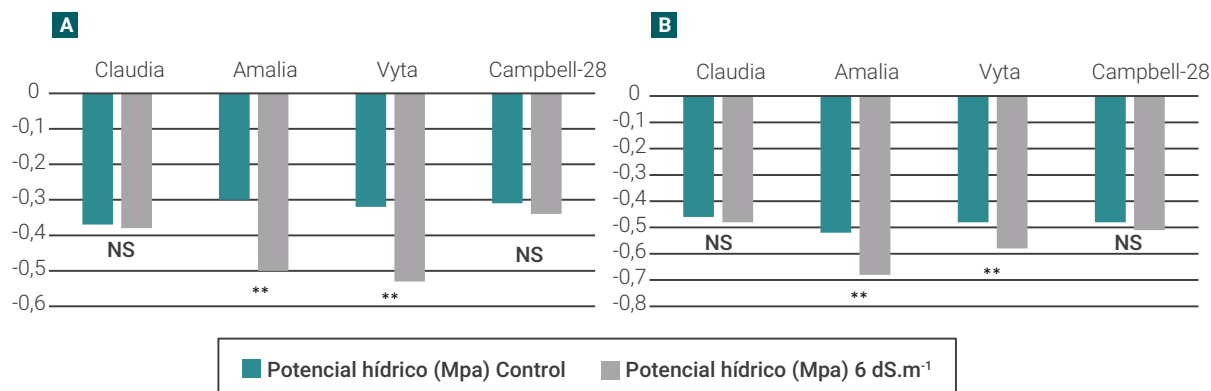


Figura 1. Efecto del estrés salino en el potencial hídrico en las variedades de tomates estudiadas en raíces (izquierda) y hojas (derecha).

al control en ninguno de los órganos (figura 1). Este resultado sugiere que estas variedades requieren de un mayor ajuste metabólico para lograr disminuir su potencial hídrico y poder absorber agua en condiciones salinas. Cuando el potencial hídrico de los tejidos disminuye por causa de un estrés salino, una reducción en el potencial osmótico permite minimizar los efectos negativos de este cambio sobre el potencial de presión debido al mantenimiento de un gradiente de potencial de agua entre el suelo y las raíces que permite la absorción de agua desde el suelo (Munns, 2008; Munns y Tester, 2008).

El potencial osmótico foliar presentó diferencias altamente significativas ($p=0.0014$) entre el tratamiento control y el estrés en las variedades Vyta, Amalia y Claudia, la variedad Campbell-28 mostró los resultados más bajos, solo existiendo diferencias significativas (figura 2).

En estudios desarrollados por Morales *et al.* (2002) se encontró que las relaciones hídricas de las variedades de tomate Amalia, INCA 9 y P-73 se afectan significativamente con el incremento de la conductividad eléctrica en el medio donde se cultivaron las plantas. Estos resultados explican la disminución de la intensidad de flujo del agua desde la raíz a la parte aérea, pues a una menor conductancia estomática le corresponderá un menor intercambio de vapor de agua con una menor transpiración y como consecuencia un menor movimiento del agua en la planta, con una menor hidratación de la parte aérea de la planta, provocando una depresión en los potenciales hídrico y osmótico.

Todos los cultivares estudiados desarrollaron el ajuste osmótico, incluso cuando la concentración de NaCl en el medio fue de 6 dS m^{-1} , lo que demuestra la capacidad de esta especie para adaptarse a condiciones desfavorables de este tipo.

Resultados similares a los aquí mostrados, en cuanto a la respuesta de las plantas expuestas a tratamientos salinos fueron estudiados en diferentes cultivares de tomate (Alarcón *et al.*, 1994), en plantas de remolacha azucarera (Katergi *et al.*, 1997) y en diferentes especies del género *Triticum* (Morant-Avice *et al.*, 1998). Estas afectaciones han sido atribuidas a la alta absorción radicular de Na^+ y K^+ que inicialmente realizan las plantas, que produce una disminución importante del potencial osmótico sin grandes pérdidas de turgencia.

El potencial osmótico puede disminuir porque se reduce el volumen de agua simplástica originando una mayor concentración de los solutos existentes en proporción a la cantidad

de agua perdida, este proceso es el que se conoce como osmorregulación (Jadhav *et al.*, 2022). La reducción del potencial osmótico también puede originarse por un incremento neto en la cantidad de solutos existentes, esta capacidad de acumular solutos que se produce en respuesta a un déficit hídrico causado por el estrés salino y que determina un mantenimiento total o parcial de la presión celular se denomina capacidad de ajuste osmótico (Leidis, 2007).

La variabilidad en la respuesta del potencial hídrico y osmótico frente al estrés salino entre variedades de una misma especie demuestra la heterogeneidad natural existente para la tolerancia a la salinidad en el germoplasma aquí estudiado. Tales resultados contribuyen a la evaluación de la tolerancia para la regionalización de variedades según las condiciones edáficas (niveles de salinidad en el extracto de saturación) donde se pretenda establecer este cultivo. En este sentido, se ha encontrado en diferentes especies una amplia variabilidad en el grado de tolerancia a la salinidad basada en la determinación del potencial hídrico, quedando demostrado que sus valores pueden variar a lo largo del ciclo ontogénico del cultivo, dependiendo de las variaciones de la conductividad eléctrica del extracto de saturación de los suelos. La variación del potencial hídrico en condiciones de salinidad de los suelos se ha propuesto como un indicador eficiente para la evaluación de tolerancia a este tipo de estrés (Munns, 2008).

Contenido de prolina

El contenido de prolina, tanto en las raíces como en hojas, se incrementó significativamente en las plantas sometidas al medio salino en todas las variedades estudiadas. Las variedades Amalia y Vyta presentaron mayor acumulación, los valores en las raíces se incrementaron en promedio 9.11 y $7.01 \text{ mg g}^{-1} \text{ mf}$ respectivamente (tabla 1).

En relación con la tolerancia varietal a la salinidad, las variedades Amalia y Vyta fueron las que más prolina acumularon en las raíces y hojas y las de menor potencial osmótico (figura 2) e hídrico (figura 1) en el tratamiento salino. Similar comportamiento se presentó en el follaje, con un incremento superior a los $18 \text{ mg g}^{-1} \text{ mf}$ en las hojas (tabla 1).

Sin embargo, las variedades Claudia y Campbell-28 presentaron el menor incremento del contenido radicular de prolina con un promedio de 4.45 y $3.61 \text{ mg.g}^{-1} \text{ mf}$ (tabla 1). El incre-

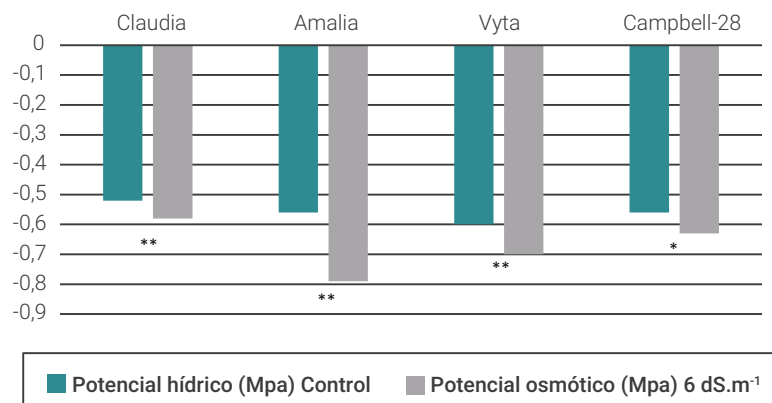


Figura 2. Efecto del estrés salino en el potencial osmótico foliar en las variedades de tomates estudiadas.

mento de prolina en las variedades pudo provocar el ajuste osmótico en función de este compuesto osmóticamente activo con vistas a mantener el potencial hídrico a nivel muy bajo que permitiera absorber el agua en condiciones de estrés salino. Estos resultados sugieren que la acumulación de prolina en las raíces puede ser considerada como un indicador de sensibilidad al estrés salino en tomate, además de contribuir como una respuesta adaptativa a la disminución del potencial osmótico en el citoplasma (Pérez-Alfocea *et al.*, 1993).

La prolina es uno de los osmoprotectores más importantes en las plantas. Bajo estrés por salinidad, la mayoría de las especies de plantas exhiben un aumento notable en su contenido. La prolina actúa como un soluto fisiológicamente compatible que aumenta según sea necesario para mantener un potencial osmótico favorable entre la célula y sus alrededores (Patel y Pandey 2008; Dasgan *et al.*, 2009).

Las variedades que toleran ciertos niveles de salinidad al ser sometidas a condiciones salinas después de la germinación realizan un rápido ajuste osmótico generalmente en función de compuestos orgánicos (prolina, glicina betaína y proteínas solubles totales) y así reducen el potencial hídrico celular (Wyn y Gorham, 1983).

Dogan *et al.* (2010) reportan que niveles de prolina en hojas de plantas de tomate no tolerantes al estrés salino fueron mayores que en los cultivares tolerantes a la salinidad. También algunos investigadores informan una correlación negativa entre la acumulación de prolina y la tolerancia a la salinidad en el tomate y *Aegiceras corniculatum* y sugieren que la acumulación de prolina fue una reacción al estrés salino y no una respuesta de la planta asociada con la tolerancia (Parvaiz y Satyawati, 2008).

Sin embargo, se ha planteado que el aumento de prolina es solamente uno de los factores que ayuda a las células a mantener el bajo potencial osmótico y en consecuencia el potencial hídrico; mientras que otros procesos deben llevarse a cabo para aumentar la habilidad de las plantas a fin de tolerar la deficiencia fisiológica de agua y vencer el estrés osmótico para sostener su crecimiento y desarrollo mediante la síntesis de otros compuestos osmóticamente activos como la glicina betaína y las proteínas solubles totales (Archieu, 2005).

Contenido foliar de glicina betaína

El contenido de glicina betaína se incrementó significativamente ($p=0.2111$) en el follaje en todas las variedades excepto Claudia en el tratamiento salino y su incremento superó los 2 mg g^{-1} ms a la concentración existente en el tratamiento

control, siendo altamente significativo en las variedades Vyta y Amalia y Claudia en las que los valores llegaron a duplicar los registrados en el medio no salino (figura 3), siendo este uno de los elementos que explica la mayor tolerancia de estas variedades en comparación con la Campbell-28. La glicina betaína y la prolina son los aminoácidos de mayor importancia en la adaptación de vegetales a la salinidad (Steudle, 2000).

Una de las vías es la síntesis de glicina betaína (GB), que es un potente osmoprotector que se acumula durante la floración de las plantas, es la actividad de la enzima colina monooxigenasa (CMO) (García *et al.*, 2005). Se ha estudiado que esta enzima es susceptible a condiciones de estrés por sequía y en algunas especies por salinidad, por lo cual cultivares o especies que mantengan altos valores en medio salino, respecto al control, como las aquí evaluadas pueden ser promisorias para elevar la resistencia a sequía en plantas. La obtención de plantas genéticamente modificadas con mayor capacidad de acumulación de compuestos orgánicos con función protectora como la prolina, betaína y glicina betaína ha resultado en fenotipos con mayor tolerancia a salinidad, por lo cual, las variedades evaluadas en el presente trabajo que han resultado en altos valores de este osmolito pueden ser posibles parentales para programas de mejoramiento genético (Argente *et al.*, 2010).

Contenido de proteínas solubles totales en la hoja

El contenido de proteínas solubles totales se incrementó significativamente en las variedades Vyta, Amalia y Campbell-28 en el medio salino respecto al control, mientras que en la variedad Claudia disminuyó, existiendo variabilidad en los resultados (figura 4). En la variedad Claudia se produjo una disminución del contenido de proteínas solubles totales probablemente para disminuir su potencial hídrico y mantener la entrada de agua (Leidis, 2007).

Manaa *et al.* (2011) reportan en el cultivo del tomate una disminución en el contenido de proteína de raíz en todos los genotipos estudiados en un rango del 12 a 25% por la presencia de salinidad. Un mayor contenido de proteínas en cultivares tolerantes en condiciones de control ya ha sido informado en varias plantas, así como una disminución debido a la presencia de estrés salino (Ashraf y Harris, 2004; Debouba *et al.*, 2006).

Conforme a lo aquí observado, en condiciones de salinidad, en muchas especies, primeramente se produce un incremento del contenido de proteínas solubles totales, pero estos valores van descendiendo debido a la actividad de las proteasas para emplear los aminoácidos para el recambio proteico, como fuente de energía, como fuente carbonada o nitrogenada, ade-

Variedades	Prolina (mg g mf)					
	(raíces)			(hojas)		
	Control	Salino	Incremento	Control	Salino	Incremento
Amalia	2.23	11.34**	9.11	3.72	15.12**	11.4
Claudia	2.52	6.97**	4.45	4.11	12.49**	8.38
Vyta	2.8	9.49**	7.01	4.84	23.73**	18.89
Campbell-28	2.34	5.95 **	3.61	4.97	28.67**	23.7

Tabla 1. Contenido de prolina en hojas y raíces de las plantas de variedades estudiadas en medio salino y control.

** Representa diferencias significativas para 1% el respectivamente, por la prueba de t-Student.

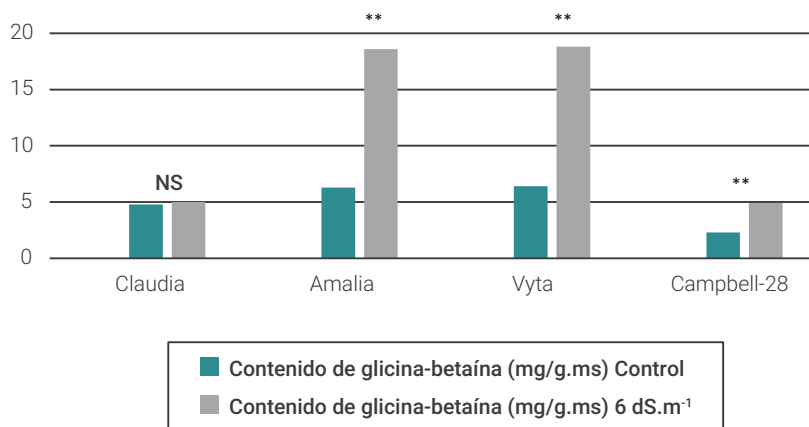


Figura 3. Contenido de glicina betaína en plántulas de las variedades estudiadas en condiciones de salinidad.

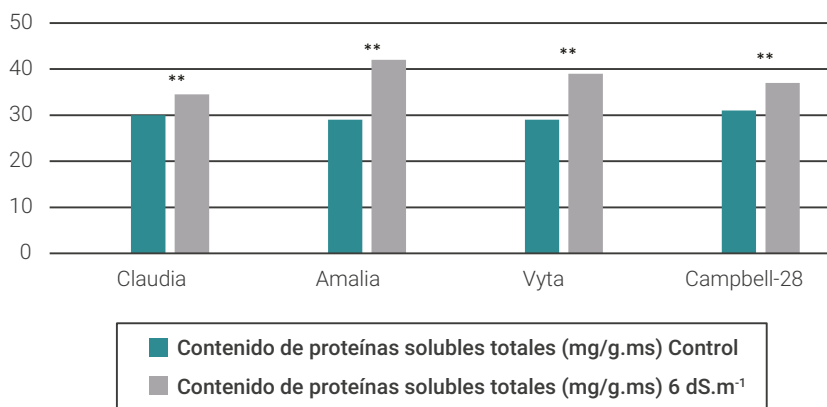


Figura 4. Contenido de proteínas solubles totales en las variedades de tomate en condiciones de salinidad y su respectivo control.

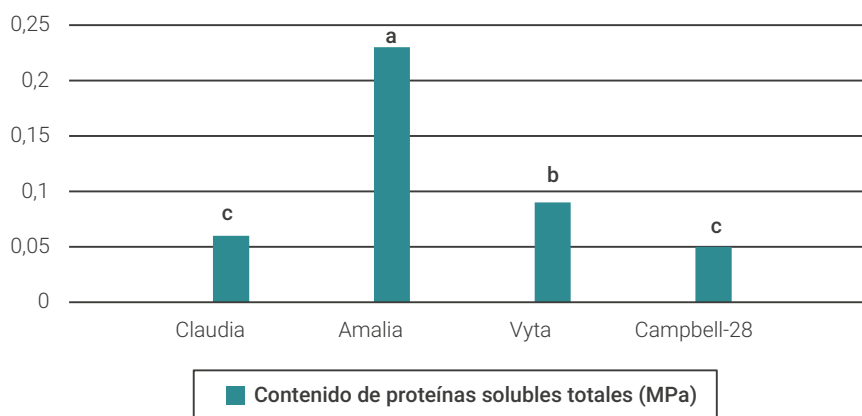


Figura 5. Ajuste osmótico en hojas de las variedades de tomate estudiadas en el medio salino.

más de emplear, en un primer paso, los aminoácidos para el incremento de la concentración de compuestos osmóticamente activos y así asegurar la disminución del potencial osmótico y en consecuencia el potencial hídrico celular (Leidis, 2007).

Ajuste osmótico

En condiciones de salinidad todas las variedades realizaron el ajuste osmótico producto al incremento de la concentración de solutos osmóticamente activos con respecto al control. Los valores más significativos los presentaron Amalia y Vyta con 0.22 y 0.9 MPa respectivamente (figura 5), siendo estas las variedades que más acumularon prolina en las raíces y en las hojas, con excepción de Cambell-28, que en este último órgano alcanza la mayor concentración. Estos resultados concuerdan con lo informado por Hongbo (2006) señalando que en tomate el principal contribuyente al ajuste osmótico es la prolina.

La capacidad de ajuste osmótico encontrada en las variedades permite profundizar en otros estudios para su posible aplicación en el mejoramiento genético. El Ajuste osmótico es un carácter fisiológico asociado al estrés salino y se propuso como variable de selección para el mejoramiento genético en arroz, maíz y trigo. La respuesta al estrés salino mediante la disminución del potencial hídrico producto a la capacidad de ajuste osmótico es un carácter de tipo aditivo y de fácil herencia por lo que se puede introducir sin complicaciones en programas de mejoramiento para la obtención de materiales tolerantes a estrés salino e hídrico (Munns, 2008).

Concentración de pigmentos fotosintéticos

El principal pigmento encontrado en la mayoría de los organismos fotosintéticos oxigenados es la clorofila y su contenido es uno de los principales factores que reflejan la tasa fotosintética (Mao *et al.*, 2007). La variación en el contenido de pigmentos clorofílicos puede proporcionar información valiosa sobre el rendimiento fisiológico de las hojas e indica su capacidad fotosintética así como la presencia de estrés o enfermedades (Boquera y Morales, 2010).

En este estudio, la concentración de pigmentos fotosintéticos evaluados disminuyó significativamente en las hojas, de todas las variedades evaluadas cultivadas bajo condiciones de estrés (tabla 2), destacándose una mayor afectación en el contenido de clorofilas con relación a los carotenoides.

Las variedades con tendencia a la tolerancia, Vyta y Amalia, mostraron una menor disminución del contenido de caroteno con 0.06 y 0.05 respectivamente. Las variedades Claudia y Campbell-28 redujeron los valores en 0.15 y 0.18 respectivamente, al comparar las plantas cultivadas en el medio salino con el con-

trol. Los carotenoides también desempeñan un rol fundamental dentro del sistema antioxidante celular no enzimático (Ahmad *et al.*, 2010) por ello las variedades de menor disminución ante el estrés salino respecto al control tienen más posibilidades de tolerar una oxidación inducida por la salinidad, lo que en ocasiones provoca una más rápida senescencia y abscisión y por consiguiente la muerte de los órganos foliares (Borbély, Poór y Tari, 2020). El incremento de los carotenoides en conjunto con la irradiación ha sido atribuido a la síntesis de pigmentos fotoprotectores, como las xantofilas, diadinoxantinas y diatoxantinas los cuales juegan un rol fundamental en la prevención de daños al aparato fotosintético expuesto a elevadas irradiancias (Lavaud *et al.*, 2002, Serpa y Calderón, 2006).

Estos resultados están en correspondencia con los reportes de Bacha *et al.* (2017), Noreen *et al.* (2009) y Kaya *et al.* (2009) que observaron una pérdida de contenido de clorofila en plantas sometidas a estrés salino. Las alteraciones inducidas por la sal en el contenido de clorofila de la hoja podrían deberse a la alteración de su biosíntesis o a la degradación acelerada del pigmento. El efecto se atribuye a un aumento foliar del nivel de Na⁺ (Yang *et al.*, 2011). Algunos estudios sugieren que la acumulación de clorofila bajo estrés salino podría usarse como un marcador bioquímico para la tolerancia a la sal en diferentes cultivos (Akramand y Ashraf, 2011).

Sin embargo, otros estudios sugieren que el contenido de clorofila no siempre está asociado con la tolerancia al estrés salino. Juan *et al.* (2005), en su estudio sobre cultivares de tomate bajo estrés salino, observaron una débil correlación entre los pigmentos fotosintéticos y el contenido de Na⁺ de la hoja. De igual manera Bacha *et al.* (2017) reportan que las clorofilas no pueden considerarse como buenos indicadores para la tolerancia a la salinidad en el cultivo del tomate.

La menor afectación obtenida de los carotenoides con relación a la clorofila en la mayoría de las variedades pudiera relacionarse con el papel estabilizador de la membrana que tienen los carotenos, a su capacidad antioxidante y fundamentalmente a su combinación con otros compuestos de considerable peso molecular, además por su participación en el ciclo de las xantofilas (Taylor, 1996). De acuerdo con Zhang y Kirkhan (1996) los carotenoides pueden reaccionar con especies reactivas del oxígeno o con los estados excitados de la clorofila, apagándolos antes de que ocurra el daño. Raya-Pérez (1998) y Spyropoulos y Maurommatis (1998) señalan que la disminución de las clorofilas con respecto a los carotenoides pudiera ser un rasgo de tolerancia a la salinidad en tomate por lo que las variedades que mostraron tal comportamiento se pueden catalogar como tolerantes a este tipo de estrés.

A partir de los resultados de las variables fisiológicas y bioquímicas estudiadas, mediante el análisis de componentes

Variedades	Clorofila a (mg g m s)			Carotenos (mg g m s)		
	Control	Salino	Diferencia	Control	Salino	Diferencia
Amalia	3.41	3.23*	0.18	0.63	0.58*	0.05
Claudia	3.25	2.49**	0.76	0.48	0.33*	0.15
Vyta	2.53	2.38*	0.15	0.47	0.41*	0.06
Campbell-28	4.12	3.03**	1.09	0.54	0.36*	0.18

Tabla 2. Concentración de pigmentos fotosintéticos en plántulas de tomate cultivadas en condiciones de estrés salino.

* y ** Representan diferencias significativas para el 5% y 1% el respectivamente por la prueba de t-Student.

Variables	Componentes principales	
	1	2
Potencial hídrico en raíces	0.812613	0.07387
Potencial hídrico foliar	0.837142	0.02858
Potencial osmótico	0.735001	0.094999
Contenido de prolina	0.723312	0.106688
Contenido de glicina betaína	0.111123	0.028877
Contenido de proteínas solubles totales	-0.134232	0.028009
Ajuste osmótico	0.820136	0.03997
Concentración de pigmentos fotosintéticos	0.52021	0.07999
Autovalores	6.301	2.604
Porcentaje de contribución	65.82	23.24
Contribución total	89.06	

Tabla 3. Variables y componentes principales para la diferenciación del germoplasma y su contribución. (Valores superiores al 0.7 presentaron una contribución significativa).

principales, se obtuvo que en los primeros dos componentes se acumuló el 89.06 de la variabilidad total existente en las variedades estudiadas y que las variables: potencial hídrico radicular y foliar, potencial osmótico, ajuste osmótico y el contenido de prolina en el primer componente fueron las variables de mayor contribución (tabla 3), coincidiendo tales variables con estudios de tolerancia a la salinidad realizados en otros cultivos como el arroz (Munns, 2008).

La contribución de estas variables corrobora la importancia de experimentarlas de manera detallada para la evaluación de tolerancia al estrés salino. Estos resultados coinciden con lo informado por varios autores, los cuales, a través de indicadores fisiológicos de relaciones hídricas y el desarrollo han obtenido elementos importantes para la identificación y evaluación de tolerancia a la salinidad (Udovenko, 1985; Paellob, 2010).

El carácter poligénico de la tolerancia al estrés salino ha sido el principal obstáculo para la mejora genética después del proceso de identificación y evaluación (Shannon, 1997) sin embargo, por métodos de mejora genética tradicional, a partir de la evaluación de tolerancia basada en indicadores fisiológicos y agronómicos, se han identificado variedades más productivas para condiciones de salinidad en cultivos como alfalfa, arroz, cebada, sorgo, tomate y trigo (Flowers y Yeo, 2000).

CONCLUSIONES

El régimen hídrico de las plantas de todas las variedades se afectó por el efecto de la salinidad, produciéndose una significativa disminución de los potenciales hídrico y osmótico con mayor disminución en las variedades Vyta y Amalia.

El metabolismo de compuestos osmóticamente activos fue muy variable en el germoplasma estudiado siendo el contenido de prolina el de mayor contribución a la disminución del potencial hídrico y, en consecuencia, el potencial osmótico.

Los indicadores estudiados, tal como el potencial hídrico radicular y foliar, potencial osmótico, ajuste osmótico y el contenido de prolina pueden ser utilizados como criterios de tolerancia al estrés salino en programas de selección de genotipos tolerantes a la salinidad en etapas tempranas de de-

sarrollo del cultivo del tomate. Las variedades Vyta y Amalia presentaron la mejor respuesta en la condición de salinidad.

BIBLIOGRAFÍA

- AHMAD, P.; JALEEL, C.A.; SALEM, M.A.; NABI, G.; SHARMA, S. 2010. Roles of enzymatic and nonenzymatic antioxidants in plants during abiotic stress. *Critical Reviews in Biotechnology*, 30(3), 161-175.
- AKRAM, N.A.; ASHRAF, M. 2011. Improvement in growth, chlorophyll pigments and photosynthetic performance in salt-stressed plants of sunflower (*Helianthus annuus* L.) by foliar application of 5-aminolevulinic acid. *Agrochimica* 55, 94-104.
- ALARCÓN, J.J.; SÁNCHEZ-BLANCO, M.J.; BOLARÍN, M.C.; TORRECILLAS, A. 1994. Growth and osmotic adjustment of two tomato cultivars during and after saline stress. *Plant and Soil*, vol. 166. 73-82 pp.
- ARCHIEU, R. 2005. Regulation of ion homeostasis under salt stress. *Plant Biol.* 6, 441-445.
- ARGENTEL, L.; FONSECA, I.; GONZÁLEZ, L.M.; LÓPEZ, D.R. 2010. Contenidos de prolina, glicina betaína y proteínas solubles totales en 12 variedades cubanas de trigo en condiciones salinas. *Cultivos Tropicales*, 31(4), 00-00.
- ASHRAF, M.; HARRIS, P. 2004. Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. *Plant Science* 166, 3-16.
- AVILA-AMADOR, C.Á.; ARGENTEL-MARTÍNEZ, L.; PEÑUELAS-RUBIO, O.; AGUILERA, J.G.; REYNA, I.F. 2022. Respuesta del cultivo del tomate (*Solanum lycopersicum* L.) a la aplicación de QuitoMax® en condiciones de salinidad. *Research, Society and Development*, 11(12). Doi e10111233870-e10111233870
- BACHA, H.; TEKAYA, M.; DRINE, S.; GUASMI, F.; TOUIL, L.; ENNEBA, E.; TRIKI, T.; CHEOUR, F.; FERCHICHI, A. 2017. Impact of salt stress on morphophysiological and biochemical parameters of *Solanum lycopersicum* cv. Microtom leaves. *South African Journal of Botany* 108. 364-369.
- BATES, L.; WALDREN, R.; TEARE, I. 1973. Rapid determination of proline for water stress studies. *Plant and Soil*, 39, 205-207.
- BOQUERA, M.L.E.; MORALES, P. 2010. Leaf chlorophyll content estimation in the monarch butterfly biosphere reserve. *Revista Fitotecnia Mexicana* 33, 175-181.
- BORBÉLY, P.; POÓR, P.; TARI, I. 2020. Changes in physiological and photosynthetic parameters in tomato of different ethylene status under salt stress: Effects of exogenous 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid treatment and the inhibition of ethylene signalling. *Plant Physiology and Biochemistry*, 156, 345-356.
- CARBAJAL-VÁZQUEZ, V.H.; GÓMEZ-MERINO, F.C.; ALCÁNTAR-GONZÁLEZ, E.G.; SÁNCHEZ-GARCÍA, P.; TREJO-TÉLLEZ, L.I. 2022. Titanium Increases the Antioxidant Activity and Macronutrient Concentration in Tomato Seedlings Exposed to Salinity in Hydroponics. *Plants*, 11(8), 1036.

- CHINNUSAMY, V.; JAGENDORF, A.; ZHU, J.-K. 2005. Understanding and improving salt tolerance in plants. *Crop Science*. 45: 437-448.
- DASGAN, H.Y.; KUSVURAN, S.; ABAK, K.; LEPOR, L.; LARHER, F.; BOUCHE-REAU, A. 2009. The relationship between citrulline accumulation and salt tolerance during the vegetative growth of melon (*Cucumis melo* L.). *Plant, Soil and Environment*, 55: 51-57.
- DE LA PENA, R.; HUGHES, J. 2007. Improving vegetable productivity in a variable and changing climate. *International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics*, 4, 1-22.
- DEBOUBA, M.; GOUIA, H.; SUZUKI, A.; GHORBEL, M.H. 2006. NaCl stress effects on enzymes involved in nitrogen assimilation pathway in tomato '*Lycopersicon esculentum*' seedlings. *Journal of Plant Physiology* 163, 1247-1258.
- DOGAN, M.; TIPIRDAMAZ, R.; DEMIR, Y. 2010. Salt resistance of tomato species grown in sand culture. *Plant Soil Environ*. 56 (11): 499-507.
- EZIN, V.; DE LA PENA, R.; AHANCHEDE, A. 2010. Flooding tolerance of tomato genotypes during vegetative and reproductive stages. *Brazil. J. plant physiol.* 22 (1):131-142.
- FLOWERS, T.J.; YEO, A.R. 2000. QTL: their place in engineering tolerance of rice to salinity. *Journal of Experimental Botany*, 51: 99-106.
- FOOLAD, M.R. 2007. Genome mapping and molecular breeding of tomato. *Int J Plant Genomics*, Article ID 64358. 52 p.
- GARCÍA, N.C.; TREJO, R.; PEDROZA, A.; GÓMEZ, F.; ESPARZA, J.H.; SEPÚLVEDA, M. 2005. Bases moleculares de la resistencia a sequía en plantas. *Revista Chapingo Serie Zonas Áridas*, 4(2), 65-74.
- GRIEVE, C.M.; GRATAN, S.R. 1983. Rapid assay for determination of water soluble quaternary ammonium compounds. *Plant Soil*, 70: 303-307.
- Hernández-Herrera, R.M.; Sánchez-Hernández, C.V.; Palmeros-Suárez, P.A.; Ocampo-Alvarez, H.; Santacruz-Ruvalcaba, F.; Meza-Canales, I.D.; Becerril-Espinosa, A. 2022. Seaweed Extract Improves Growth and Productivity of Tomato Plants under Salinity Stress. *Agronomy*, 12(10), 2495.
- HOAGLAND, D.R.; ARNON, A.I. 1950. The water-culture method for growing plants without soil. *California Agricultural Experiment Station Circular*, 347. 32 p.
- HONGBO, S.; ZONGSUO, L.; MINGAN, S. 2006. Osmotic regulation of 10 wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes at soil water deficits. *Colloids and Surf. Biointerfaces* 4 (2): 132-139.
- JADHAV, S.S.; KUMARI, R.; MAHTHA, S.K.; PURAMA, R.K.; LAMBA, V.; YADAV, G. 2022. Metabolomics and Molecular Physiology Perspective for Drought and Salinity Stress Tolerance. *Response of Field Crops to Abiotic Stress*. CRC Press. 153-166 pp.
- JUAN, M.; RIVERO, R.M.; ROMERO, L.; RUIZ, J.M. 2005. Evaluation of some nutritional and biochemical indicators in selecting salt-resistant tomato cultivars. *Environmental and Experimental Botany* 54, 193-201.
- KARAN, R.; SUBUDHI, P.K. 2012. A stress inducible SUMO conjugating enzyme gene of a grass halophyte *Spartina alterniflora* (SaSce9) enhances salinity and drought stress tolerance in Arabidopsis. *BMC Plant Biology* 12:187.
- KARIMI, G.; GHORBANLI, M.; HEIDARI, H.; KHAVARI, NEJAD, R.A.; ASSAREH, M.H. 2005. The effects of NaCl on growth, water relations, osmolites and ion content in *Kochia prostrata*. *Biologia Plantarum* 49 (2): 301-304.
- KATERJI, N.; VAN HOORN, J.W.; HAMDY, A.; MASTRORILLI, M.; MOKARZEI, E. 1997. Osmotic adjustment of sugar beets in response to soil salinity and its influence on stomatal conductance, growth and yield. *Agricultural Water Management*. Volume 34, Issue 1. 57-69 pp.
- KAYA, C.; ASHRAF, M.; SONMEZ, O.; AYDEMIR, S.; TUNA, A.T.; CULLU, M.A. 2009. The influence of arbuscular mycorrhizal colonisation on key growth parameters and fruit yield of pepper plants grown at high salinity. *Scientia Horticulturae* 121, 1-6.
- LAVAUD, J.; ROUSSEAU, B.; Van GORKOM, H.J.; ETIENNE, A. 2002. Influence of the Diadinoxanthin Pool Size on Photoprotection in the Marine Planktonic Diatom *Phaeodactylum tricornutum* *Plant Physiol.* 129(3):1398-1406.
- LEIDIS, E. 2007. Control of abscisic synthesis, protein syntheses under osmotic regulation. *J. Exp. Bot.* 51, 1563-1574.
- LICHTENTHALER, H.K.; WELLBURN, A.R. 1984. Determination of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochemical Society Transactions*, 603: 591-592.
- MAGGIO, A.; DE PASCALE, S.; ANGRILINO, G.; RUGGIERO, C.; BARBIERI, G. 2004. Physiological response of tomato to saline irrigation in long-term salinized soils. *Eur. J. Agron.* 21:149-159.
- MANAA, A.; AHMED, A.; VALOT, B.; BOUCHET, J.; ASCHI-SMITI, S.; CAUSE, M.; FAUROBERT, M. 2011. Salt and genotype impact on plant physiology and root proteome variations in tomato. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 62, N.º 8. 2797-2813 pp.
- MAO, F.; LEUNG, W.Y.; XIN, X. 2007. Characterization of EvaGreen and the implication of its physicochemical properties for qPCR applications. *BMC Biotechnology* 7, 76.
- MORALES, D.; RODRÍGUEZ, P.; SÁNCHEZ-BLANCO, M.; TORRESILLAS, A. 2002. Respuesta a la salinidad de tres variedades de tomates (*Lycopersicon esculentum* Mill). *Cultivos Tropicales*, vol. 23, N.º 3.71-76 pp.
- MORANT-AVICE, A.; PRADIERAND, E.; HOUCHI, R. 1998. Osmotic adjustment in triticales grown in presence of NaCl. *Biologia Plantarum*, vol. 41, N.º 2. 227-234 pp.
- MUNNS, R. 2008. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell Environ.* 25, 239-250.
- MUNNS, R.; TESTER, M. 2008. Mechanisms of salinity tolerance. *Ann Rev Plant Biol* 59:651-681.
- NOREEN, S.; ASHRAF, M.; HUSSAIN, M.; JAMIL, A. 2009. Exogenous application of salicylic acid enhances antioxidative capacity in salt stressed sunflower (*Helianthus annuus* L.) plants. *Pakistan Journal of Botany* 41, 473-479.
- PAELLOB, F. 2010. Root length, ion uptake and its relationship with salinity tolerant in wheat, rice and prewiff. *Plant Growth Regulation*, 1:1. 46-54.
- PARVAIZ, A.; SATYAWATI, S. 2008. Salt stress and phyto-biochemical responses of plants – a review. *Plant, Soil and Environment*, 54: 89-99.
- PATEL, A.D.; PANDEY, A.N. 2008. Growth, water status and nutrient accumulation of seedlings of *Holoptelea integrifolia* (Roxb.) Planch in response to soil salinity. *Plant, Soil and Environment*, 54: 367-373.
- PEREZ-ALFOCEA, F.; ESTAN, M.T.; SANTA-CRUZ, A.; BOLARIN, M.C. 1993. Effects of salinity on nitrate, total nitrogen, soluble protein and free amino acid levels in tomato plants. *Journal-of-Horticultural-Science*. 68 (6): 1021-1027.
- PRAKASH, L.; PRATHAPASENAN, G. 1988. Putrescine reduces NaCl-induced inhibition of germination and early seedling growth of rice (*Oryza sativa* L.). *Aust. J. Plant. Physiol.*, 15:761-767.
- RAYA-PÉREZ, J.C. 1998. Resistencia a sequía, un avistamiento. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 4(2): 267-272.
- REINA-SÁNCHEZ, A.; ROMERO-ARANDA, R.; CUARTERO, J. 2005. Plant water uptake and water use efficiency of greenhouse tomato cultivars irrigated with saline water. *Agricultural Water Management*. 78. (1-2):54-66.
- ROMERO-ARANDA, R.; SORIA, T.; CUARTERO, J. 2001. Tomato plant-water uptake and plant-water relationships under saline growth conditions. *Plant Science*. 160: 265-272.
- SAIRAM, R.K.; TYAGI, A. 2004. Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants. *Curr Sci India* 86(3):407-421.
- SERPA, R.; CALDERÓN, A. 2005. Efecto del estrés por salinidad en cuatro cepas de *Dunaliella salina* Teod. en el Perú. *Ecol. Aplic.* 4(1-2):127-133.
- SHANNON, M.C. 1997. Adaptation of plants to salinity. *Advances in Agronomy*, 60. 75-120 pp.
- SINGH, G.; RAI, I.D.; RAWAT, G.S. 2012. The mortality of banj oak (*Quercus leucotrichophora* A. Camus) trees in Mussoorie, Uttarakhand: is it an alarming call for rapid degradation?. *Current Sci.*, 102 (12): 1622-1623.
- SPYROPOULUS, C.G.; MAUROMMATIS, M. 1998. Effect of water stress on pigment formation in *Quercus* species. *J. Experimental Botany*, 29: 273-477.
- STEUDEL, E. 2000. Water uptake by roots: effects of water deficit. *J. Exp. Bot.* 51(350), 1531-1542.
- TAYLOR, C.B. 1996. Control of cyclic carotenoid biosynthesis: no lutein, no problem. *Plant Cell*, 8: 1447-1450.
- UDOVENKO, G.V. 1985. Vías para la elevación de la productividad de las plantas cultivadas en suelos salinizados. *Ciencias de la Agricultura*, 25:77-84.
- WYN, J.; GORHAM, J. 1983. Physiological effects of salinity: scope for genetic improvement. Improvement and management of winter cereals under temperature, drought and salinity stresses. *Proceeding of the International Symposium, Cordoba, Spain*, 177-201.
- YANG, C.Z.; YANIGER, S.I.; JORDAN, V.C.; KLEIN, D.J.; BITTNER, G.D. 2011. Most plastic products release estrogenic chemicals: a potential health problem that can be solved. *Environmental Health Perspectives* 119, 989-996.
- ZHANG, H.X.; BLUMWAL, E. 2001. Transgenic salt-tolerant tomato plants accumulate salt in foliage but not in fruit. *Nature Biotechnology*, 19: 765-768.
- ZHANG, J.; KIRKHAN, M.B. 1996. Antioxidant responses to drought in sunflower and sorghum seed lings. *New Phytology*, 132: 361-373.